ACTA PARASITOLOGICA POLONICA
VOL. I WARSZAWA 10.VI.1953 FASC. 1

Z Zakładu Zoologii Szkoły Głównej Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie
Kierownik: prof. dr Włodzimierz Michajłow

Włodzimierz MICHAJŁOW

O stosunkach wewnątrzgatunkowych w populacjach procerkoidów *Triaenophorus lucii* (Müll.)

О внутривидовых отношениях в популяциях процеркоидов *Triaenophorus lucii* (Müll.)

The intraspecies relationships in the procercoid populations of *Triaenophorus lucii* (Müll.)

Zagadnienie stosunków wewnątrzgatunkowych w populacjach tasiemców *(Cestoda)* traktowane z punktu widzenia poglądów Łysenki na istotę gatunku biologicznego, nie zostało jak dotąd dokładnie opracowane.

Poważnym krokiem naprzód w tym zakresie są eksperymentalne badania E. Pawłowskiego i W. Gniezdiłowa nad przeżywaniem bruzdogłowca szerokiego, przy różnym stopniu intensywności zarażania psów jego plerocerkoidami (Pawłowskij i Gniezdiłow, 1950).

Autorzy zarażali bruzdogłowcem szerokim — *Diphyllobothrium latum* (L) psy podając im różne ilości (od 3 do 2650) plerocerkoidów tego tasiemca i obserwowali zarówno przeżywanie osobników w powstałych tą drogą populacjach, jak też wzrost i rozwój powstających w tych warunkach dojrzałych tasiemców. Autorzy dochodzą do wniosku, iż „...prawie jednakowy procent przeżywania tasiemców zarówno przy małej, jak i przy wielkiej liczebności populacji świadczy, o tym, że przy przeludnieniu populacji na określonym terenie odżywczym w żywicielu, przy powstaniu niekorzystnych warunków dla wzrostu i rozwoju populacji jako całości w wyniku braku pożywienia, utrzymanie gatunku zachodzi nie drogą zmniejszania liczebności populacji, lecz drogą maksymalnego przeżywania liczby osobników kosztem ich różnorodności morfo-fizjologicznej, zmniejszenia wielkości masy ciała poszczególnych osobników, wchodzących do przeludnionej populacji i rozwoju narządów rozrodczych u tasiemców przy

zwolnionym wzroście". Nadmierna liczebność populacji doprowadza w tych warunkach, zgodnie z interesem zachowania gatunku, nie do zmniejszenia liczby, lecz do zahamowania wzrostu i rozwoju niektórych spośród nich. Osobniki te zachowują zresztą w pełni możność osiągnięcia normalnych rozmiarów i dojrzałości co wykazuje przeniesienie ich do innej, mniej zagęszczonej populacji.

Wyniki częstotliwej inwazji żywiciela dowodzą także, iż w populacjach nie ma „samoprzerzedzania się", ani takiego deprymującego wpływu liczebności populacji na osobniki, który pozbawiałby je możności osiągnięcia pełnego rozwoju w sprzyjających warunkach. Autorzy traktują wyniki swych doświadczeń jako dowód braku konkurencji wewnątrzgatunkowej.

Analogiczne badania nad innymi postaciami larwalnymi tasiemców nie były, jak można wnioskować z dostępnej literatury, dotąd przeprowadzone.

W warunkach naturalnej inwazji procerkoidy różnych tasiemców były obserwowane stosunkowo rzadko. Przy badaniach eksperymentalnych autorzy zwracali uwagę głównie na przebieg cyklu rozwojowego pasożytów i zakres żywicielstwa pośredniego, nie traktując parazytofauny jako populacji i zwracając niedostateczną uwagę na stosunki ilościowe w populacjach pasożytów. Zresztą metodyka takich badań nie jest rozwinięta. Tymczasem zespoły larw tasiemców w żywicielach pośrednich, takich jak *Copepoda*, stanowią nader korzystny materiał do badań nad istotą stosunków w populacjach. Przezroczystość powłok ciała *Copepoda* pozwala na dokładne obserwacje całej populacji. Liczebność populacji może być w znacznej mierze celowo regulowana przez eksperymentatora. W jamie ciała pierwszego żywiciela pośredniego populacja znajduje się na ściśle ograniczonym obszarze, a wszystkie jej osobniki przebywają w mniej więcej jednakowych warunkach. Ilość pokarmu, jaką dysponuje cała populacja niezależnie od jej liczebności nie ulega prawdopodobnie zbyt dużym wahaniom. Środowisko pierwszego rzędu, jakim jest jama ciała oczlika, ma warunki w poważnym stopniu ustabilizowane, zwłaszcza jeśli warunki środowiska drugiego rzędu (temperatura wody, ciśnienie itp.) nie ulegają znacznym wahaniom. Okoliczności te czynią populacje procerkoidów tasiemców w jamie ciała ich pierwszych żywicieli pośrednich wdzięcznym objektem badań.

Używany w tej pracy termin populacja wymaga pewnego omówienia. Używam go dla określenia skupiska osobników larwalnych tasiemca określonego gatunku znajdujących się w danym pojedyńczym żywicielu przez pewien okres czasu. Tymczasem wydaje się rzeczą słuszną używać pojęcia populacja dla określenia części gatunku, niejako jego reprezentacji na danym terenie, i to

rozpatrywanej w czasie umożliwiającym śledzenie przebiegu procesów rozrodu. Warunkom tym materiał obserwowany przeze mnie nie odpowiada, gdyż dotyczy określonego tylko odcinka ontogenezy tasiemca. Zdając sobie z tego sprawę używam jednak w dalszym ciągu terminu populacja, z braku innego oraz ze względu na to, iż jest w literaturze parazytologicznej w tym znaczeniu używany.

Materiał i metoda

Doświadczenia, o których niżej będzie mowa, wykonane zostały w 1951 r. (kwiecień—maj) i 1952 r. (kwiecień—czerwiec). Używane do nich były larwy tasiemca *Triaenophorus lucii* (Müll). Jako żywicieli pośrednich używano wyłącznie *Cyclops strenuus* Fischer i *Cyclops vicinus* Ulj., gdyż należą one do V grupy *Copepoda* jako żywicieli pośrednich *Tr. lucii* (Michajłow, 1932), a więc rozwój larw tego tasiemca w ich jamie ciała przebiega w zasadzie normalnie i nie jest zahamowany.

Zarażano dojrzałe oczliki, jak i formy młodociane (kopepodit IV i V), opracowując jednak uzyskiwane wyniki oddzielnie. W trakcie eksperymentów okazało się, iż stosowana dotychczas metoda masowego zarażania *Copepoda* w akwariach i codziennego oglądania przygodnie wyławianych okazów jest nieprzydatna dla obserwacji rozwoju określonych populacji. Zastosowano wobec tego metodę indywidualnego zarażania oczlików i indywidualnej hodowli izolowanych w mikroakwariach okazów. Metoda indywidualnej hodowli pozwala na:

1) regulowanie liczebności populacji procerkoidów w oczliku,
2) wielokrotną obserwację tej samej populacji jako całości pod mikroskopem przy zachowaniu odpowiednich środków ostrożności w stosunku do żywiciela,
3) dokonywanie kilkakrotnej obserwacji rozwoju nawet pojedyńczych larw wyróżniających się jakimiś cechami szczególnymi, lub charakterystycznym położeniem w ciele żywiciela,
4) obserwację stosunków zachodzących przy inwazji dodatkowej, gdyż inne metody, jak np. przyżyciowe barwienie koracidiów przeznaczonych do dodatkowego zarażania czerwienią neutralną lub innymi barwnikami, niekiedy zawodzą.

Metodą tą przebadano 238 populacji procerkoidów *Tr. lucii* obejmujących łącznie 2027 osobników. Poważną liczbę oczlików oglądano wielokrotnie (do 8 razy).

Liczebność populacji

Liczebność populacji regulowano w dwojaki sposób:

a) przez kontaktowanie żywiciela na określony przeciąg czasu z mniejszą lub większą liczbą koracidiów,

b) przez kontaktowanie żywiciela z wielką masą larw urzęsionych w coraz dłuższych okresach czasu (od 2 minut do jednej doby).

Okazało się, iż tymi drogami można w pewnym stopniu wpływać na liczebność poszczególnych populacji.

Przeciętna liczebność wszystkich zbadanych populacji wynosiła 8,5. Przeciętna liczebność 48 populacji powstałych drogą masowego zarażania żywicieli wynosiła 9.

Przeciętna liczebność 88 populacji powstałych drogą słabego zarażania żywiciela wynosiła 6,5.

Maksymalne liczebności populacji wynosiły 22, 23, 24, 25, 29, 31 (2), 38 (2), 43, 44, 52, 61, (a więc powyżej 20 osobników w 13 populacjach na 48 przy masowym zarażaniu).

Rejestrowano również liczebność populacji powstałych w wyniku krótszego lub dłuższego kontaktu żywiciela z masą koracidiów.

Odpowiednie dane przytaczam: po 10 minutach kontaktu z pasożytami w jednym okazie liczba pasożytów wynosiła 2, w drugim — 2, w trzecim — 22, w wyniku 30-minutowego kontaktu z larwami jeden oczlik miał w jamie ciała 2 pasożyty, inny 8. Oczliki kontaktowane przez 60 minut miały po 2 i 7 pasożytów w jamie ciała, przez 90 minut — 4, 7, 8, 13. Dwa okazy kontaktowane z koracidiami przez 10 godzin miały po 10 pasożytów. W 5 oczlikach kontaktowanych przez 24 godziny z koracidiami powstały populacje z 4, 5, 7, 12, 15 i 17 pasożytów.

Populacja złożona z 52 osobników powstała po 48 godzinnym kontakcie żywiciela z larwami; złożona z 38 — po 72 godz.

Kilka obserwacji dotyczyło tych samych oczlików w różnym czasie w trakcie ich kontaktu z pasożytami. Odnośne dane wynoszą: 2 larwy w jamie ciała po 30 minutach; 15 — po 24 godzinach; 2 — po godzinie; 5 — po 24 godzinach; 7 — po godzinie, 12 — po 24 godzinach; 15 — po 24 godzinach; 20 — po 48 godzinach.

Z danych tych, oraz obserwacji pożerania larw przez oczliki, przechodzenia larw przez ścianki jelita, którego mechanizm jest dokładnie opisany (Michajłow, 1933), stanu wypełnienia jelita pokarmem i pasożytami, można wyciągnąć pewne wnioski

dotyczące kształtowania się liczebności populacji w warunkach eksperymentalnych.

Niewątpliwie liczebność populacji pasożytów zależy w poważnym stopniu od masowości i czasu kontaktu z nimi oczlika. Nie jest to jednak czynnik jedyny, a nawet nie decydujący. Jak wiadomo oczliki, zwłaszcza głodzone, mogą połykać dziesiątki larw. Soki trawienne badanych oczlików V grupy parazytologicznej względem *Tr. lucii* nie zabijają na ogół larw. Obserwowano niejednokrotnie wydalanie przez otwór odbytowy żywych larw pozbawionych otoczek embrionalnych. Jednakże stan wypełnienia jelita innym pokarmem może poważnie wpłynąć na możliwość przedostawania się pasożytów przez jego ścianki. Onkosfera po utracie otoczki embrionalnej musi uczepić się środkową parą haczyków nierówności ścianki jelita i pracując bocznymi parami haczyków rozsunąć jego tkanki. Obserwacje wykazują, że przy silnym wypełnieniu jelita pokarmem (a nawet masą innych larw), onkosfera nie zawsze może to uczynić i nie wchodzi wskutek tego do jamy ciała żywiciela. Inaczej wygląda sprawa u *Copepoda* innych grup, których soki jelitowe trawią wszystkie lub znaczną większość larw — chodzi tam o brak odporności fizjologicznej pasożytów u większości osobników i adaptacyjną odporność u bardzo nielicznych. W przypadku omawianym chodzi raczej o czynniki natury mechanicznej, uniemożliwiające nieraz przedostawanie się żywych i aktywnych larw przez ścianki jelita. Czynniki te, a być może także inne jeszcze nieznane, zapobiegają kształtowaniu się nadmiernej liczebności populacji.

Jeżeli uwzględnimy przy tym, że tak masowy kontakt z pasożytami, jaki ma miejsce w warunkach eksperymentalnych, w sytuacjach naturalnych musi być bardzo rzadki, dojdziemy do wniosku, że „przeludnienie" w populacjach procerkoidów *Tr. lucii* jest zjawiskiem conajmniej bardzo odosobnionym, i że naturalne mechanizmy zapobiegają jego powstawaniu.

Maksymalna liczba larw obserwowana w jamie ciała oczlika wynosiła 61. Nie wypełniały one jednak całej jamy ciała żywiciela. Porównując ogólną masę tych małych larw z masą wykształconych procerkoidów, które, jak to niejednokrotnie obserwowano, niemal szczelnie wypełniają jamę ciała żywiciela, można obliczyć, rzecz prosta w sposób nader przybliżony, że do całkowitego wypełnienia jamy ciała oczlika potrzeba by było około 350 małych onkosfer i to dopiero uniemożliwiłoby ich wzrost po prostu z braku miejsca. Sytuacja taka w warunkach eksperymentalnych, a tym

bardziej, należy przypuszczać, w warunkach naturalnych, nigdy nie zachodzi. W ten sposób liczebność populacji w pierwszym etapie jej rozwoju nigdy nie jest taka, by uniemożliwiła wzrost poszczególnych osobników. Wszelka konkurencja między nimi o miejsce jest tedy wykluczona, przynajmniej w pierwszym okresie rozwoju pasożytów. Dalsze obserwacje wykazują, iż nawet przy szczelnym wypełnieniu jamy ciała przez wyrośnięte procerkoidy czynnik ten nie powinien odgrywać w życiu populacji i poszczególnych jej osobników roli decydującej. W grę mogłyby więc wchodzić jedynie inne czynniki, przede wszystkim pokarmowe.

Liczebność populacji pasożytów a żywiciel

Obecność procerkoidów w jamie ciała oczlika nie odbija się w sposób widoczny na jego funkcjach życiowych. Pewne obserwacje wskazują jednak na to, że inwazja larw tasiemców wpływa na długość życia oczlików. W akwariach o jednakowym mniej więcej zagęszczeniu oczlików, liczba żywych okazów spada szybciej tam, gdzie były one zarażone. Spośród dwu zespołów zarażonych *Copepoda*, szybciej na ogół spada liczebność tego, który kontaktował się z większą ilością larw tasiemców przy masowym zarażaniu. Należy jednak podkreślić, że nieraz okazy silnie zarażone żyją długo. I tak np. okaz, w którym żyło 38 procerkoidów wypełniając całą niemal jego jamę ciała, przetrwał 42 dni, mimo, że był wielokrotnie oglądany przez mikroskop pod szkiełkiem przykrywkowym.

Przyjąć tedy należy, że w naturalnych warunkach przy przeciętnym stopniu inwazji, życie żywiciela nie zostaje wskutek inwazji skrócone o tyle, by to uniemożliwiało normalny rozwój larw pasożyta i osiągnięcie przez nie postaci procerkoida.

Przeżywanie osobników w populacji

Większość populacji obserwowana była przez okres czasu wystarczający do ukształtowania się postaci procerkoidów. Ponad 15 dni trwały obserwacje 72 populacji.

Przez okres od 25 do 46 dni kontrolowano stan 16 populacji. Nie zanotowano ani jednego wypadku zmniejszenia się liczebności populacji. Poszczególne osobniki ginęły tylko wraz z całą populacją, gdy ginął ich żywiciel.

W żadnym więc przypadku nie dochodziło w wyniku stosunku populacji do osobnika, niezależnie od jej liczebności, do letalnej selekcji osobników na tle możliwości konkurencyjnego charakteru stosunków wewnątrzgatunkowych.

Wpływ liczebności populacji na rozwój osobników

W obu używanych do doświadczeń gatunkach rodzaju *Cyclops* rozwój procerkoidów przebiega normalnie. W przeciwieństwie do tego, co można obserwować u *Copepoda* należących do grupy III (Michajłow 1932, 1951), w których jamie ciała onkosfery nie znajdują odpowiednich warunków rozwoju i tylko nieliczne przystosowując się do nich osiągają postać procerkoidu, w jamie ciała *C. strenuus i C. vicinus* istnieją odpowiednie warunki dla rozwoju larw *Tr. lucii.*

Dlatego mogłem wykluczyć w doświadczeniach czynnik zahamowania rozwoju larw z powodu tego, iż soki jamy żywiciela im nie odpowiadają (jak to ma miejsce w jamie ciała niewłaściwych żywicieli pośrednich).

We wszelkich dalszych opracowaniach wyników obserwacji wyłączane są osobniki, które przypadkowo dastają się do *furca* żywiciela. Takich przypadków obserwuje się sporo. Małe onkosfery wciśnięte do *furca* rosną bardzo wolno i z reguły nie przeobrażają się w procerkoidy. Przykładowo można podać, iż po 15 dniach osobniki tkwiące w *furca* osiągały długość od 150μ do 400μ, podczas gdy osobniki w *cephalothorax* i *abdomen* tego samego okazu miały po 800—1000μ długości. Jedna „uwięziona" w *furca* larwa wielkości około 400μ w 51 dniu rozwoju nie posiadała cerkomeru, miała jednak w ciele wiele drobnych ciałek wapiennych i b. słabo wykształcone szczecinki w kutikuli.

Przyczyną zatrzymania wzrostu i rozwoju jest w tej sytuacji niewątpliwie ograniczony dopływ pożywienia, którym są płyny jamy ciała żywiciela. Przylegając ściśle do ścianek odnogi *furca* osobnik ma kilkakrotnie mniejszą w porównaniu z innymi powierzchnię swobodnego kontaktu z pożywieniem pobieranym drogą osmozy. Gdy w *furca* utkwią, jak obserwowano, 3 osobniki, to rośnie jedynie ten, który jest położony przy ujściu jamy *abdomen* do *furca*. Pozostałe nie rosną niemal wcale, choć nie giną. Dzieje się to niezależnie od liczebności populacji i losów innych jej osobników.

W dalszych rozważaniach przyjęto jako kryterium przebycia przez tasiemce cyklu rozwojowego związanego z pobytem w jamie ciała oczlika osiągnięcie charakterystycznej postaci procerkoidu. Procerkoid posiada, poza szczątkowym narządem — cerkomerem, szereg cech budowy związanych z jego późniejszym przejściem przez jelito ryby i koniecznością wejścia do jej jamy ciała. Są to — szczecinki pokrywające całe ciało, liczne ciałka wapienne związane z układem ekskrekcyjnym i rozwinięte gruczoły frontalne. Wszystkie te cechy wskazują na to, że larwa „dojrzała" do przejścia przez jelito ryby i zmiany żywiciela.

Zbadano przede wszystkim r ó w n o m i e r n o ś ć rozwoju osobników w populacji w związku z jej liczebnością. Populacją rozwijającą się równomiernie nazywam w dalszym ciągu taką, w której wszystkie osobniki jednocześnie przekształciły się w procerkoidy.

W dorosłych osobnikach *C. strenuus* i *C. vicinus* 82% populacji rozwija się równomiernie, 18% nierównomiernie. Można wykazać pewien związek pomiędzy liczebnością populacji, a równomiernością jej rozwoju. Przeciętna liczebność populacji rozwijających się równomiernie wynosiła 4,5 (maximum — 12). Przeciętna liczebność populacji rozwijających się nierównomiernie wynosiła 10 (maximum — 22). Na ogół można stwierdzić, że rozwój przebiega zawsze równomiernie w populacjach złożonych z 5 i mniej osobników, powyżej tej liczby częściej jest nierównomierny. Procent larw opóźniających się w stosunku do innych w swym rozwoju waha się od 20 do 70, wynosząc najczęściej 50. Możliwość wyrównania rozwoju po kilku dniach od chwili ukształtowania się pierwszych procerkoidów stwierdzono w 7 przypadkach na 11 pod tym względem zbadanych.

W kopepoditach IV i V wyżej wymienionych gatunków oczlików stosunki te wyglądają nieco inaczej.

Nierównomierny rozwój wykazuje tu 72% populacji. Przeciętna liczebność populacji rozwijających się równomiernie wynosi 3, (maksymalna — 6), nierównomiernie — 10 (maksymalna — 31).

W kopepoditach z reguły rozwój jest równomierny w populacjach złożonych z 3-ch i mniej osobników, przy większej liczebności przebiega różnie i częściej jest nierównomierny. Procent larw „opóźniających" się w stosunku do innych w swym rozwoju waha się od 45 do 95, najczęściej wynosząc 70—80.

Na równomierność więc rozwoju osobników populacji ma pewien wpływ jej liczebność. Nadto jednak wpływ mają w kierunku zakłócenia równomierności rozwoju właściwości środowiska, jakim jest ciało młodocianych form oczlika (kopepodit IV, V). Że nie chodzi tu tylko o wielkość ciała (a więc i bazę pokarmową dla populacji), dowodzi fakt, iż kopepodit V nie różni się znacznie wielkością od formy dorosłej.

Następnym problemem, jaki się nasuwa w związku ze stosunkiem pomiędzy liczebnością populacji, a przebiegiem rozwoju składających się na nią osobników, jest problem wahań tempa rozwoju. Dla zorientowania się w zmianach tempa rozwoju w związku z liczebnością populacji należy przede wszystkim ustalić „normalny" czas rozwoju od wniknięcia pasożyta do żywiciela do czasu powstania postaci procerkoida. Ustalono go na podstawie obserwacji tempa rozwoju 20 populacji w dorosłych oczlikach, wielokrotnie oglądanych i składających się z 1 do — 5 osobników. Przeciętny czas rozwoju do momentu przeobrażenia się w procerkoid wyniósł 9 dni. Istotnie, 9—10 dni jest to najczęściej obserwowany czas powstawania procerkoidów (w pokojowej temperaturze hodowli).

Dla 15 populacji zbadanych w tych samych warunkach, lecz składających się z powyżej 5 osobników, przeciętny czas rozwoju wynosił 11 dni, wahając się od 8 do 15 dni.

Przykładowo podać można, że w populacjach złożonych z 10 osobników wynosił on 15 dni, z 12 — 10 dni, z 16 — 13 dni. W populacji złożonej z 44 osobników w 18 dniu rozwoju nie było jeszcze ani jednego wykształconego procerkoida.

W populacjach o rozwoju nierównomiernym w takim samym czasie, uzależnionym od liczebności, osiągają postać procerkoida pierwsze spośród dojrzewających larw.

Populacje znajdujące się w młodocianych postaciach oczlików rozwijają się wolniej.

W populacjach tych złożonych z 5 lub mniejszej liczby osobników procerkoidy powstają przeciętnie po 10—11 dniach, w populacjach zaś o większej liczebności przeciętnie po 13 dniach. W populacji złożonej z 31 osobników po 13 dniach nie było jeszcze ani jednego dojrzałego procerkoida. W podanych wyżej terminach dojrzałe procerkoidy stanowiły w populacjach nierównomiernie rozwiniętych od 10 do 50%.

Z powyższych danych wynika, że zwiększenie liczebności populacji wpływa nie tylko na równomierność jej rozwoju, ale i na

tempo rozwoju tych osobników, które najszybciej przekształcają się w procerkoidy.

Chodzi tu niewątpliwie o towarzyszące wzrostowi liczebności populacji zmniejszenie się ilości pokarmu przypadającej na każdego osobnika. W populacjach zaś znajdujących się w kopepoditach pewną rolę może odgrywać także odmienna jakość tego pokarmu (płynów ciała młodocianych postaci oczlików).

Powstaje pytanie, czy obecność w nierównomiernie rozwiniętej populacji dojrzałych procerkoidów wpływa deprymująco na inne osobniki do takiego stopnia, że może im uniemożliwić przekształcenie się w procerkoidy? Obserwacje przeczą temu przypuszczeniu.

W większości przypadków, gdy udawało się hodowlę przeciągnąć dłużej, obserwowano wyrównywanie się populacji pod względem zaawansowania rozwoju. I tak np. w populacji złożonej z 3 osobników, po 7 dniach jeden był dojrzały, po dalszych trzech dniach dojrzały wszystkie, w populacji z 6 — 2 dojrzały po 8 dniach, po dalszych 3 dniach — 100%; z 6 osobników — 50% po 13 dniach, po dalszych 5 dniach — 100%, z 7 — 2 po 13 dniach, po dalszych pięciu — 5, z 7 — 2 po 13 dniach, po dalszych 7 — 100% itd. W populacji Nr 74 złożonej z 23 osobników, pierwotnie rozwijających się nierównomiernie, po 30 dniach wszystkie, nawet częściowo wsunięte do *furca* były wykształconymi procerkoidami, z wyjątkiem jednego, całkowicie zepchniętego do *furca*.

W populacji Nr 69 złożonej z 15 osobników wyrównanie nastąpiło w 19 dniu rozwoju. Podobnie zachowały się inne, przez czas dłuższy obserwowane populacje.

W tym więc sensie nie istnieje pomiędzy osobnikami populacji „walka o byt" i selekcja.

Można natomiast zauważyć, że w populacjach złożonych z wielkiej liczby osobników, procerkoidy są mniejsze od rozwijających się w małych populacjach, nieraz nawet dwukrotnie. Mają one jednak wszystkie cechy dojrzałych procerkoidów, z tym, że liczba ciałek wapiennych bywa znacznie zredukowana, co jednak prawdopodobnie nie ma decydującego znaczenia dla ich przeżywania w jelicie drugiego żywiciela pośredniego.

Czy stadialna różnorodność osobników populacji powstała w związku z wysoką jej liczebnością doprowadza do eliminacji części osobników w tym sensie, że podczas gdy pierwszy żywiciel po-

średni zostanie połknięty przez rybę, będą one musiały zginąć? Oczywiście, sam fakt istnienia nierównomiernie wykształconych osobników w populacji stwarza taką możliwość, lecz przez stosunkowo tylko krótki okres czasu, dopóki populacja nie zostanie wyrównana. I z tego więc punktu widzenia istnienie „walki o byt" między osobnikami i selekcji warunkującej kierunkową zmienność gatunku wydaje się conajmniej bardzo wątpliwe.

Jak można sądzić z obserwacji zachowania się larw *Tr. lucii* i innych gatunków tasiemców w jelicie i jamie ciała różnych gatunków *Copepoda*, decydujące znaczenie dla tasiemców w walce o byt ma przystosowanie się 1) do działania soków przewodu pokarmowego potencjalnych żywicieli, 2) do warunków pokarmowych panujących w jamie ciała oczlików. Znane są różne formy tego przystosowania związane ze stadialnością rozwoju tasiemców (Michajłow, 1951).

W jamie ciała niewłaściwych żywicieli populacja jako całość nie rozwija się, choć nie ginie. Jedynie pojedyńcze jej osobniki (kilka procent osobników wchodzących w skład populacji) odbywają normalny rozwój, reszta jest zahamowana.

W świetle wyżej przytoczonych danych staje się jeszcze bardziej jasne, że zachowanie się populacji larw tasiemca w jamie ciała właściwego żywiciela, gdzie znajdują one odpowiednie warunki życia, a przebieg rozwoju może być tylko w pewnym stopniu zmieniony pod wpływem liczebności populacji, jest jakościowo odmienne od losów populacji, która powstanie w jamie ciała niewłaściwego żywiciela grupy II i III (np. *C. serrulatus* i *C. leuckarti* dla *Tr. lucii, Diaptomus gracilis* dla *Diphyllobothrium latum).*

W tym drugim przypadku warunki panujące w jamie ciała żywiciela nie odpowiadają wymaganiom pasożyta i tylko nieliczny procent larw (niezależnie od liczebności populacji) może przekształcić się w normalne procerkoidy.

Tym bardziej niesłuszną wydaje się tedy uwaga Baer'a (Baer, 1946), który przypisuje zaobserwowane przeze mnie (Michajłow, 1932 r.) zjawisko „zahamowania" rozwoju larw tasiemców w jamie ciała niewłaściwych żywicieli wyłącznie działaniu jakichś antygenów i immunizacji żywiciela.

Gdyby tak było, nie dojrzewałyby w nich nawet pojedyńcze okazy pasożytów, a możliwość immunizacji istniałyby także u właściwych żywicieli i ujawniałaby się zwłaszcza przy dodatkowej inwazji. O wiele prostsze wydaje się wyjaśnianie tych stosunków przez przyjęcie specyficzności pokarmowych wymagań pasożyta,

który w jamie ciała jednych gatunków *Copepoda* znajduje warunki umożliwiające mu odbycie normalnego rozwoju (tak jest w przypadku *C. strenuus* i *C. vicinus* w stosunku do *Tr. lucii*), w innych zaś nie znajduje takich warunków, co uniemożliwia z reguły rozwój.

Wpływ liczebności populacji na wzrost osobników

Zbadano wpływ liczebności populacji na równomierność wzrostu osobników. W 96 zbadanych pod tym względem populacjach w oczlikach dorosłych około 61% składało się z osobników o wymiarach mniej więcej jednakowych, 39% miało osobniki różniące się pod względem wielkości. W 62 populacjach złożonych z jednakowo wyrośniętych osobników przeciętna ich liczba wynosiła 6, maksimum 16. Na ogół w populacjach złożonych z liczby osobników mniejszej od 4 wzrost ich jest równomierny. W 34 populacjach złożonych z nierównomiernie wyrośniętych osobników przeciętna liczebność populacji wynosiła 10,5, maksimum 44, minimum 4. Procent larw mniejszych od silniej wyrośniętych wahał się od 20 do 90. Wyrównanie wzrostu osobników w nierównomiernie wyrośniętych populacjach badanych pod tym względem a polegające na „dopędzaniu" osobników większych przez mniejsze stwierdzono w kilku przypadkach.

W postaciach młodocianych oczlików (kopepodit IV, V) na 39 zbadanych pod tym względem populacji około 80% zawierało nierównomiernie wyrośnięte osobniki. Populacje składające się z 2 osobników zawsze były równomierne, maksimum osobników w równomiernie wyrośniętej populacji wynosiło 10. Minimum liczebności osobników w nierównomiernie wyrośniętych populacjach wynosiło 3, maksimum 31. Procent osobników mniejszych od silniej wyrośniętych wahał się od 30 do 90.

„Dopędzanie" pod względem wzrostu w kilku obserwowanych z tego punktu wdzenia populacjach w młodocianych postaciach żywiciela nie dostrzeżono. Jak wynika z powyższych danych na równomierność wzrostu osobników w populacjach pasożyta poza liczebnością populacji ma także wpływ wiek żywiciela.

Liczebność populacji a tempo wzrostu

W warunkach doświadczalnych trudno było przeprowadzić dokładne pomiary wszystkich obserwowanych procerokidów wobec zmieniającej się przy ruchach długości ich kurczliwego ciała

i wielkiej liczby przeglądanych osobników. Toteż dane przytoczone poniżej są jedynie przybliżone. Niemniej jednak obrazują one w pewnym stopniu istotny stan rzeczy, jeśli chodzi o zjawiska wzrostu larw.

Normalne tempo wzrostu procerkidów można prześledzić na populacjach złożonych z małej liczby osobników. Przykładowo podać można, że przeciętna długość ciała procerkoidów w populacji złożonej z 2 osobników wynosiła w 6 dniu po inwazji ok. 400μ, w dziewiątym — ok. 500μ, w 21-ym — ok. 750μ, w 24-ym — ok. 1000μ. Największy obserwowany okaz mierzył ok. 1500μ w 15 dniu rozwoju. Tempo wzrostu osobników w innej populacji złożonej z 8 osobników obrazują następujące dane: w 3 dniu po inwazji przeciętna długość ok. 75μ, w 6-tym — ok. 200μ, w 9-ym — ok. 300μ.

Już te dane wskazują na zależność istniejącą pomiędzy liczebnością populacji a tempem wzrostu i osiąganą przeciętną długością poszczególnych osobników.

W pierwszych dniach po inwazji wpływ liczebności populacji na przeciętną długość składających się na nią osobników jest nieznaczny. I tak w trzecim dniu rozwoju przeciętna długość larw waha się od ok. 75μ do 150μ w populacjach liczących od 2 do 8 osobników. W 6 dniu po inwazji różnice te wzrastają, przy czym przyrost przeciętnej długości osobników w populacji stosunkowo maleje ze wzrostem jej liczebności. Przeciętne dane dla larw mierzonych w 9 dniu rozwoju wyniosły w populacjach o liczebności 1, 2, 3, 5, 6, 7, 10 osobników odpowiednio ok. 700μ, 610μ, 600μ, 570μ, 550μ, 500μ, 450μ.

Pojedyńcze populacje mierzone w tym dniu wykazywały przeciętnie dla osobników przy liczebności 11—350μ, 12—300μ, 31—200μ długości.

W 15 dniu rozwoju przeciętne dane dla populacji o liczebności 2, 3, 4, 5, 6, 8, 17 osobników wyniosły odpowiednio ok. 1225μ, 850μ, 1000μ, 650μ, 700μ, 550μ, 300μ.

Tak więc, choć zdarzają się populacje w których wpływ ich liczebności na wzrost osobników nie zaznacza się tak wyraźnie (np. populacje z 24 osobników mierzących przeciętnie po ok. 900μ, w 30 dniu rozwoju), to jednak na ogół zaobserwować można spadek tempa wzrostu osobników i przyrostu ich przeciętnej długości w miarę wzrostu liczebności populacji.

Ponieważ wyżej wykazano, iż nie chodzi tu bynajmniej o brak miejsca, przyjąć należy, że zmniejszenie tempa wzrostu w liczebniejszych populacjach spowodowane jest mniejszą ilością pokarmu przypadającego na osobnika.

Rozwój a wzrost osobników w populacjach

Powyższe dane dotyczące rozwoju i wzrostu osobników w populacjach procerkoidów *Tr. lucii* wykazują, że pomimo oczywistego związku pomiędzy tymi procesami, nie pokrywają się one ze sobą całkowicie. Dowodzi tego zarówno odmienna skala wahań i zmienności tych zjawisk, jak i ten fakt, że osobniki mało wyrośnięte w liczebniejszych populacjach osiągają postać procerkoidu, inne zaś osobniki po osiągnięciu tej postaci rosną dalej bez widocznych zmian morfologicznych.

Przyjąć bowiem należy, że uzyskanie typowych cech morfologicznych, charakteryzujących postać procerkoidu jest wyrazem przebycia pewnego odcinka osobniczego cyklu rozwojowego tasiemca, etapem jego rozwoju stadialnego.

Bezpośrednie obserwacje poszczególnych populacji także potwierdzają fakt pewnej odrębności zjawisk wzrostu i rozwoju. Przykładowo przytoczymy niektóre z nich:

I tak populacja N 74 w *C. strenuus* ♂ po miesiącu od chwili jej powstania składała się z 17 ukształtowanych procerkoidów mierzących po ok. 750μ. długości rozmieszczonych w *cephalothorax* i *abdomem* żywiciela. Poza tym w jamie ciała oczlika, a mianowicie w pobliżu *furca* było 5 sztuk wykształconych procerkoidów mierzących ok. 500μ długości, jeden z nich częściowo był usunięty do jednej odnogi *furca*, w drugiej zaś odnodze znajdował się okaz niewykształcony mierzący ok. 300μ długości, nie posiadający cerkomeru i ciałek wapiennych. Po dalszych 4 dniach większe okazy nieco wyrosły, jeden z nich osiągnął wielkość ok. 1250μ, wszystkim przybyło ciałek wapiennych. W 40 dniu rozwoju wszystkie okazy wyrosły jeszcze nieco, z tym, że jeden był nadal znacznie większy. Osobnik tkwiący w *furca* osiągnął długość ok. 400μ w ciele jego pojawiły się drobne ciałka wapienne. W populacji N 90, której liczebność wynosiła 61 sztuk (po wczesnej dodatkowej inwazji), grupa larw zaczęła przeobrażać się w procerkoidy osiągając zaledwie ok. 350—400μ długości.

Podczas gdy normalnie (w mało liczebnych populacjach) larwy przekształcają się w procerkoidy osiągając ok. 750μ, w populacjach,

gdzie normalny wzrost larw uniemożliwiony jest wskutek dużej ich liczebności, obserwowano powstające procerkoidy o wymiarach nieraz dwukrotnie mniejszych.

Można tedy wnioskować, że na ponad normalną i zapewne w warunkach naturalnych rzadko spotykaną liczebność populacji, reaguje ona zmniejszeniem wzrostu osobników i jego nierównomiernością, przy czym jednak osobniki osiągają postać procerkoidów, choć rozwój ich może być nieco opóźniony i bardziej nierównomierny, niż w populacjach mniejszych .

Dodatkowa inwazja pasożytów

Dla zaobserwowania zjawisk, zachodzących w populacjach, których liczebność powiększa się w wyniku dodatkowej inwazji pasożytów, zarażano ponownie już zarażone oczliki koracidiami *Tr. lucii*, stosując te same metody regulowania liczebności populacji, co i przy pierwszej inwazji.

Dodatkowa inwazja zachodziła w dowolnych terminach od chwili pierwszego zarażenia (od 2-go do 30 dnia).

Nie zauważono żadnych przeszkód w ponownym dodatkowym zarażeniu żywicieli z tytułu posiadania przez nich pasożytów w jamie ciała i to niezależnie od stopnia zaawansowania rozwoju tych ostatnich i ich liczebności.

Liczebność tej części populacji, która pozostawała w wyniku inwazji dodatkowej nie różniła się od liczebności populacji w hodowlach kontrolnych i jest najprawdopodobniej regulowana przez te same czynniki. Żadnego wpływu jakichś momentów immunizacji żywiciela po pierwszym zarażeniu nie dało się wykazać, mimo, iż obserwacje dotyczyły 45 systematycznie kontrolowanych populacji i wielu innych obserwowanych dorywczo. Przykładowo można przytoczyć, iż w populacjach uzupełnianych drogą dodatkowej inwazji w 9 dniu od pierwszego zarażenia liczba pasożytów pochodzących z inwazji wynosiła 6, 7, 9, pochodzących zaś z inwazji dodatkowej odpowiednio 8, 12, 52; w 9 dniu dla liczebności pierwotnie 2, 3, 6, 8, 10, odpowiednie liczby pasożytów pochodzących z inwazji dodatkowej wynosiły 36, 12, 8, 15, 7.

Liczebność więc dodatkowej części populacji pochodzącej z inwazji dodatkowej warunkowana była długością kontaktu z urzęsionymi larwami, stanem wypełnienia przewodu pokarmowego żywiciela itp., nie zaś liczebnością już obecnych w jego

jamie ciała pasożytów. Zestawiając dane odnośnie przeciętnej liczebności populacji pochodzących z inwazji pierwotnej i inwazji dodatkowej tychże żywicieli w mniej więcej jednakowych warunkach kontaktu z koracidiami można nawet stwierdzić jakby pewną większą łatwość powtórnego zarażenia. Przeciętna pierwotna liczebność populacji wynosiła 5,4, podczas gdy przeciętna liczebność uzupełniającej części populacji — 11 osobników.

Rzecz prosta, że tą drogą można było też zwiększyć ogólną liczebność populacji (do przeciętnie 16, 4 osobnika, przy maksimum 61 osobników), nigdy jednak nie dochodziła ona do stanu, który uniemożliwiłby wzrost larw z braku miejsca w żywicielu.

Kilka doświadczeń polegających na częstotliwym zarażeniu żywiciela (3, 4, 5 razy) pozwoliło stwierdzić, że wielokrotna superinwazja jest również możliwa. Należy przypuszczać, że w warunkach naturalnych zachodzi ona nawet częściej od jednorazowej i masowej wobec prawdopodobnego rozpraszania się jaj i larw tasiemca w zbiornikach wodnych. Powoduje to niewątpliwie fakt, iż ryby pożerają oczliki zawierające w jamie ciała larwy różnie zaawansowane w rozwoju, spośród których tylko te, które osiągnęły już postać procerkoidów mogą przejść przez ich jelito i odbywać dalszy rozwój, co oczywiście zmniejsza szanse przebycia normalnego rozwoju przez te larwy, które dostają się do jamy ciała pierwszego żywiciela pośredniego w późniejszych terminach.

Przeżywanie osobników w populacjach powiększonych drogą inwazji dodatkowej

W obserwowanych populacjach, których liczebność została podniesiona drogą inwazji dodatkowej (maksymalne dane wynoszą: 22, 23, 24, 26, 17, 18, 19, 36, 38 i 61 osobników) nie obserwowano nigdy zmniejszania się liczebności. Nie giną larwy pochodzące z inwazji, ani te, które pochodzą z superinwazji, przeżywają wszystkie i giną jedynie wraz z żywicielem (najdłuższa obserwacja obejmowała 42 dni po inwazji i 12 dni po superinwazji).

Wpływ liczebności populacji powiększonych drogą inwazji dodatkowej na rozwój i wzrost osobników

Pomimo, iż nie zawsze udawało się obserwować populację uzupełnianą drogą inwazji dodatkowej do czasu przekształcania się wszystkich osobników w procerkoidy, można było stwierdzić,

że wzrost i rozwój osobników przebiega na ogół podobnie jak w populacjach o podobnej liczebności powstałych drogą pierwotnej inwazji. Dotyczy to zarówno równomierności rozwoju i wzrostu osobników obu części składowych populacji, jak też tempa rozwoju i wzrostu. Przykładowo przytoczymy kilka danych ilustrujących powyższe stwierdzenie.

W populacji N 57—9 osobników pochodziło z inwazji. W ciągu 13 dni osiągnęły one postać procerkoidów przy długości wahającej się od 500 do 600μ, pomimo, iż w 6 dniu ich rozwoju populacja zwiększyła się drogą inwazji dodatkowej o dalszych 20 osobników. Spośród tych ostatnich 5 osobników przekształciło się w procerkoidy w ciągu 15 dni od chwili swego przedostania się do oczlika, osiągając również długość od 500 do 600μ; przez dalsze 4 dni do chwili zagłady żywiciela wszystkie ukształtowane procerkoidy wyrosły nieznacznie; obok nich było w jamie jego ciała 9 larw niewykształconych o długości od 250 do 300μ, oraz 6 jeszcze mniejszych stłoczonych w pobliżu *furca*.

W populacji N 60 — 2 osobniki pochodziły z inwazji i w ciągu 14 dni osiągnęły postać procerkoidów przy długości ok. 800μ, rozwijając się obok 3 osobników pochodzących z inwazji dodatkowej dokonanej w 12 dniu ich rozwoju. Spośród tych ostatnich jeden okaz osiągnął postać procerkoida w 6 dniu swego rozwoju przy długości około 500μ, pozostałe miały wówczas długość 150—200μ.

W populacji N 136 złożonej pierwotnie z 1 osobnika, który osiągnął w 14 dniu rozwoju postać procerkoida i długość ok. 600μ, spośród 5 osobników pochodzących z inwazji dodatkowej dokonanej w tymże dniu 1 osiągnął postać procerkoida w 7 dniu swego rozwoju (przy długości ok. 750μ), pozostałe 4 nie osiągnęły jeszcze w tym czasie postaci procerkoidów i miały ok. 500μ długości.

Populacja N 74, opisana już wyżej, składała się w 30 dniu swego istnienia z 17 ukształtowanych procerkoidów długości ok. 750μ, 5 mniejszych (ok. 500μ) i jednej małej wykształconej larwy w *furca* (razem 23 osobniki). W dniu tym w wyniku inwazji dodatkowej populacja zwiększyła się o dalszych 15 osobników. Obserwacje trwały jeszcze dalszych 12 dni. Stwierdzono, iż procerkoidy pochodzące z inwazji rosły znacznie wolniej (największy osiągnął jednak ok. 1250μ), zaś z pośród pochodzących z inwazji dodatkowej 12 osobników osiągnęło długość zaledwie ok. 150μ, 3 zaś, które dostały się do *furca*, miały wielkość ok. 100μ. Łączna ta ilość 38 pasożytów wypełniała niemal całkowicie jamę ciała

żywiciela, który też wkrótce zginął (oglądany był pod szkiełkiem przykrywkowym 6-ciokrotnie).

W populacji N 90, zawierającej 9 osobników, osiągnęły one w 3 dniu rozwoju długość ok. 150μ. W dniu tym drogą inwazji dodatkowej podniesiono liczebność populacji do 61 osobników. Żywiciel żył jeszcze 8 dni. W tym czasie grupa starszych osobników osiągnęła długość ok. 350—400μ, nie przekształcając się jeszcze w procerkoidy, część populacji powstała drogą inwazji dodatdowej (52 osobniki) była mniej więcej wyrównana, osobniki jej miały ok. 200μ, długości.

Na podstawie tych i dalszych obserwacji, można stwierdzić brak swoistego wpływu wzajemnego obu części populacji w przypadku inwazji dodatkowej. Opóźnienia w rozwoju a zwłaszcza wzroście poszczególnych larw powodowane są nadmierną liczebnością populacji, przy czym decydującym momentem w przypadku występowania obok siebie larw starszych i młodszych, większych i mniejszych jest łączna masa pasożytów, której przybliżonym wskaźnikiem jest ich łączna długość. Przykładowo podać można, że w populacjach prostych stosunki te wyglądały następująco: W 15 dniu rozwoju populacja N 185 złożona z 2 osobników miała łączną długość 2.200μ, (przec. 1.100μ), N 189 złożona z 9 osobników — 7.800μ (przec. 850μ), N 186 złożona z 17 osobników — 5.450μ (przec. 300μ).

W 18 dniu rozwoju w populacji N 209 łączna długość 9 osobników wynosiła 10.330μ (przec. 1.150μ), w populacji N 210 łączna długość 13 osobników wynosiła 9.600μ (przec. ok. 750μ), w populacji N 68 złożonej z 44 osobników — 11.000μ (przec. ok. 200μ).

W populacji złożonych z osobników pochodzących z inwazji i inwazji dodatkowej obserwowano podobne zależności.

I tak w populacji N 90 w 9 dniu po inwazji (9 osobników) i 6 dniu po inwazji dodatkowej (52 osobniki) łączna długość 61 osobników wynosiła 14.000μ (przec. 230μ).

W populacji N 57 w 25 dniu po inwazji (9 osobników) i 20 dniu po inwazji dodatkowej (20 osobników) łączna długość 29 osobników wynosiła 12.600μ (przec. ok. 435μ).

W populacji N 74 w 42 dniu po inwazji (23 osobników) i 12 dniu po inwazji dodatkowej (15 osobników) łączna długość osobników wynosiła 21.800μ (przec. 600μ).

Przeglądając materiały dotyczące wzrostu i rozwoju osobników w liczebniejszych populacjach złożonych, powstałych drogą

inwazji dodatkowej odnosi się wrażenie, że nie ma deprymującego wpływu starszej części populacji na wzrost i rozwój jej części młodszej, że populacja reaguje jako całość, zaś decydującym czynnikiem regulującym tempo wzrostu, a częściowo i rozwoju osobników, jest zmniejszająca się w miarę wzrostu populacji ilość pokarmu przypadająca na każdego jej osobnika.

Wnioski ogólne

1. Liczebność populacji procerkoidów *Triaenophorus lucii* w głównych żywicielach pośrednich, jakimi są *Cyclops strenuus* i *Cyclops vicinus*, w warunkach eksperymentalnych słabego i masowego zarażania oczlików hodowanych i obserwowanych indywidualnie, jest regulowana przez ilość połykanych przez żywiciela larw, stan wypełnienia jego jelita pokarmem, inne czynniki natury mechanicznej, z wyłączeniem działania soków trawiennych żywiciela, na którego działanie larwy są odporne. Liczebność ta nigdy nie jest w tych warunkach, a tymbardziej prawdopodobnie w warunkach naturalnych, tak wysoka, by uniemożliwiała całkowicie wzrost i rozwój osobników składających się na populację.

2. Stosunki międzygatunkowe pomiędzy żywicielem (oczlikiem) i pasożytami (procerkoidami) nie doprowadzają z reguły do szybkiej zagłady żywiciela nawet w przypadkach ukształtowania się nader liczebnych populacji pasożytów w jego jamie ciała.

Oczliki silnie zarażone żyją jedynie nieco krócej od niezarażonych, z reguły jednak przez czas wystarczający do powstania ukształtowanych procerkoidów.

Godnym podkreślenia jest fakt przeżycia żywiciela, którego jama ciała całkowicie niemal wypełniona była pasożytami przez 42 dni, czyli dłużej niż wiele osobników niezarażonych z hodowli kontrolnych.

3. Liczebność populacji procerkoidów (maksymalna obserwowana 61 osobników) nie ma żadnego wpływu na przeżywanie poszczególnych osobników, które przy najdłużej trwających obserwacjach wszystkie pozostają przy życiu, mimo iż w miarę wzrostu liczebności populacji wobec ograniczonej ilości pokarmu na ograniczonej przestrzeni zmniejsza się jego ilość przypadająca na poszczególne osobniki. Nie zachodzi tedy w danym przypadku pomiędzy osobnikami populacji walka o byt bądź konkurencja w sensie współzawodnictwa z wynikiem letalnym. Wniosek ten

dotyczy zarówno populacji prostych, powstałych drogą jednorazowej inwazji, jak i populacji złożonych, powstałych drogą inwazji dodatkowej i składających się z osobników stadialnie starszych i młodszych kontaktowanych w różnych okresach rozwoju.

4. W populacjach o znacznej liczebności dają się zauważyć zakłócenia w równomierności i tempie rozwoju poszczególnych osobników. Większa liczebność populacji powoduje najczęściej nierównomierność rozwoju poszczególnych osobników, jak i zwolnienie tempa rozwoju całej populacji. Obserwacje wykluczają jednak możliwość całkowitego zatrzymania rozwoju poszczególnych osobników, które osiągają postać procerkoida, choć w czasie późniejszym. Wyjątek stanowią osobniki, które dostają się w ciasne zakątki jamy ciała *(furca)*, gdzie uniemożliwiony jest normalny dopływ pokarmu, lecz i one nie giną.

I w tym więc sensie nie występują tu wewnątrzgatunkowa konkurencja, uniemożliwiająca odbycie rozwoju osobnikom „słabszym".

5. W populacjach o znacznej liczebności obserwuje się poważne zakłócenia w równomierności i tempie wzrostu poszczególnych osobników. Większa liczebność populacji powoduje większą nierównomierność wzrostu zwłaszcza w dalszych dniach rozwoju, jak i zwolnienie tempa wzrostu całej populacji.

6. Wahania odnośnie równomierności i tempa wzrostu są większe, niż wahania odnośnie równomierności i tempa rozwoju, co wskazuje na odrębność obu procesów.

Podkreśla to także fakt powstawania procerkoidów normalnie ukształtowanych, lecz znacznie mniejszych w populacjach o dużej liczebności.

7. W młodocianych postaciach żywicieli (kopepodit IV i V) zakłócenia równomierności i tempa rozwoju i wzrostu ze wzrostem liczebności populacji są większe niż w postaciach dorosłych, co pozwala przypuszczać, że poza nieco mniejszą przestrzenią, na której się rozwija w danym przypadku populacja, wchodzą tu w grę także inne czynniki, np. jakość płynów jamy ciała młodocianych form, będących pokarmem dla pasożytów.

8. Wszystkie obserwacje wskazują na to, że głównym czynnikiem regulującym zjawiska populacyjne w przypadku procerkoidów *Tr. lucii* w jamie ciała właściwych żywicieli pośrednich, jest czynnik pokarmowy.

Ograniczona ilość pokarmu dostarczonego przez żywiciela niezależnie od liczebności populacji pasożytów odbija się na życiu całej populacji i składających się na nią osobników.

9. Prawdopodobne zmniejszanie się względnej ilości pokarmu zachodzące w przypadku wzrostu liczebności populacji u żywiciela nie prowadzi ani do zagłady części populacji, ani do całkowitego zahamowania rozwoju pewnej liczby osobników, lecz do zmniejszania się wielkości osobników, przekształcających się w procerkoidy, zdolnych prawdopodobnie do dalszego rozwoju. W tych warunkach wielkość normalnie wykształconych procerkoidów może być dwukrotnie mniejsza, niż w populacjach o małej liczebności.

Zjawisko to można traktować jako przystosowanie się populacji, leżące w interesie gatunku do przeżycia i zapewnienia zamknięcia cyklu rozwojowego w niekorzystnych warunkach walki o byt.

10. Dodatkowe inwazje jednorazowe lub wielokrotne są zawsze możliwe niezależnie od liczebności i zaawansowania rozwoju populacji pochodzącej z inwazji pierwotnej.

11. Populacja powstała drogą inwazji i inwazji dodatkowej zachowuje się na ogół jako całość, a zjawiska zachodzące wskutek wzrostu jej liczebności przebiegają podobnie jak w populacji o podobnej łącznej masie składającej się z osobników jednakowo rozwiniętych. Nie można zauważyć specyficznego wpływu jednej części populacji na drugą, wynikającego z faktu współżycia osobników stadialnie niejednorodnych.

12. Wyżej przytoczone wnioski wskazują w sposób oczywisty na swoistość stosunków wewnątrzgatunkowych w populacjach procerkoidów *Tr. lucii*, wykluczającą tzw. wewnątrzgatunkową walkę o byt między poszczególnymi osobnikami.

Uważam za swój miły obowiązek podziękować dr M. Wierzbickiej z Państwowego Muzem Zoologicznego, za oznaczenie *Copepoda* używanych do doświadczeń.

LITERATURA

1. Baer J. G. — Le Parasitisme, Paris, 1946.
2. Michajłow W. — Les adaptations graduelles des Copepodes comme premiers hotes intermediaires de *Triaenophorus nodulosus* Pall. Ann. de Parasitologie, X, 4, 1932.
3. Michajłow W. — Les stades larvaires de *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) I. Le coracidium. Ann. de Parasitologia, XI. 5, 1933.
4. Michajłow W. — „Stadialność" rozwoju niektórych tasiemców *(Cestoda)*. Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska, Lublin, Sec. C, IV, 3, 1951.
5. Pawłowskij E. N. i Gniezdiłow W. G. — Wyżywajemost' lentecow pri rozlicznoj intensiwnosti zarażenia imi sobak. Cztenia pamiati N. A. Chołodkowskogo. AN SSSR, 1950.

Adres autora:

Zakład Zoologii Szkoły Głównej
Gospodarstwa Wiejskiego
Warszawa — Rakowiecka 8

РЕЗЮМЕ

С целью выяснения внутривидовых отношений в популяциях процеркоидов *Tr. lucii* развивающихся в полости тела *Copepoda* были проведены систематические наблюдения 238 таких популяций состоявших в общей сложности из 2027 особей. Хозяевами были исключительно главные промежуточные хозяева этого лентеца (V группа) — *Cyclops strenuus* Fischer и *Cyclops vicinus* Ulj. у которых развитие личинок в полости тела протекает нормально. Имея в виду анализ соотношений регулирующих численность популяций, равномерность и темп развития и роста составляющих их особей, автор применил метод индивидуальных культур зараженных *Copepoda* и многократных наблюдений одних и тех же хозяев. Численность популяций процеркоидов слагающихся путем инвазии или добавочной инвазии (суперинвазии) автор регулировал путем короткого или более длительного контакта хозяев с большим или меньшим числом ресничатых личинок (корацидий).

Заражаемы были взрослые *Copepoda* и ювенальные формы (копеподит IV, V).

Результаты опытов приводят к следующим выводам:

1. Численность популяций процеркоидов *Tr. lucii* регулируют количество проглоченных хозяином корацидиев, заполненность его пищеварительного канала другой пищей и другие факторы механического характера. Численность популяций в экспериментальных условиях, а вероятно тем более в условиях естественных, никогда не достигает границы, которая привела бы к полной невозможности роста и развития особей популяции.

2. Межвидовые отношения хозяина и паразита обычно не приводят к быстрой гибели хозяина даже в случае сильной населенности полости его тела паразитами. *Copepoda* сильно зараженные живут всего лишь несколько короче чем незараженные, но обычно так долго, что за это время могут в них сформироваться процеркоиды. Иногда хозяева с заполненной паразитами полостью тела живут даже дольше чем контрольные экземпляры.

3. Численность популяций (максимальная наблюдавшаяся — 61 особей) не имеет никакого влияния на переживаемость отдельных особей, все они даже при наиболее длительных наблюдениях (до 45 дней), остаются в живых, несмотря на то, что ограниченное количество пищи на ограниченном пространстве приводит к уменьшению ее порции приходящейся на отдельную особь популяции по мере увеличения ее численности.

Между особями популяции не имеет таким образом места борьба за существование или конкуренция в смысле соревнования со смертельным исходом. Этот вывод относится как к популяциям сложившимся путем однократной инвазии, так и к популяциям смешанным, сложившимся путем инвазии и добавочной инвазии и состоящим из особей стадийно более молодых и старших сведенных в одну популяцию в разные периоды их развития.

4. В популяциях большой численности выявляются неправильности относящиеся к равномерности и темпу развития отдельных особей. Большая численность популяции приводит часто к тому, что отдельные особи развиваются неравномерно, вся же популяция развивается медленнее. Однако полная остановка развития отдельных особей не наблюдается, отмечено много фактов свидетельствующих о том, что запаздывающие в своем развитии личинки затем „догоняют" своих сверстников. Исключение представляют те особи, которые попадают в тесные уголки полости тела (*furca*), куда пища попадает вероятно в ограниченном количестве; однако и эти особи не погибают. С этой точки зрения не наблюдается тут внутривидовая конкуренция, могущая привести к полной задержке развития „слабых" особей.

5. В популяциях отличающихся большой численностью наблюдаются известные перегулярности в равномерности и темпе роста отдельных особей. Большая численность популяции приводит к неравномерности роста отдельных особей особенно уже несколько подросших а также к ослаблению темпа роста всей популяции.

6. Колебания равномерности роста и его темпа больше, чем колебания равномерности и темпа развития, что указывает на особенности каждого из этих связанных взаимно, но не тождественных процессов. Это подтверждается также фактом появления в популяциях большой численности сформированных процеркоидов менее чем нормальных размеров.

7. В ювенальных формах хозяина (копеподит IV и V) колебания равномерности и темпа развития роста в связи с численностью популяции более значительны, чем во взрослых формах. Можно предположить, что кроме несколько меньшего пространства на котором развивается в этом случае популяция, действуют и другие факторы, например качество соков полости тела ювенальных форм, являющихся пищей паразитов.

8. Главным фактором, регулирующим явления популяционного порядка является пищевой фактор. Ограниченное количество пищи представляемой хозяином в распоряжение паразитам влияет на жизнь всей популяции и составляющих ее особей.

9. Возможное уменьшение сравнительного количества пищи при росте численности популяции не приводит ни к гибели всей или части популяции, ни к полной задержке развития части особей, но к уменьшению роста сформированных процеркоидов, способных вероятно несмотря на это к дальнейшему развитию. При этих условиях величина нормально сформированных процеркоидов бывает вдвое меньше чем в популяциях немногочисленных.

Это явление можно истолковать как приспособление популяции в интересах вида к переживанию и завершению жизненного цикла в неблагоприятных условиях борьбы за существование.

10. Добавочные инвазии однократные или же многократные всегда возможны, независимо от численности и стадии развития популяции образовавшейся в результате первичной инвазии.

11. Популяция сложившаяся путем инвазии и добавочной инвазии ведет себя в общем как целое, явления связанные с увеличением ее численности протекают в основном так же, как в популяциях той же массы, состоящей из особей одинаково развитых. Специфического влияния одной части сложной популяции на другую в связи с сосуществованием в ней особей стадийно неоднородных не наблюдалось.

12. Вышеприведенные выводы убедительно указывают на особенности внутривидовых отношений в популяциях процеркоидов *Tr. lucii* исключающие так называемую внутривидовую борьбу за существование между отдельными их особями.

SUMMARY

In order to investigate the intraspecies relationships in the procercoid populations of *Tr. lucii* inhabitating the body cavity of the Cyclops, 238 of such populations consisting of 2027 specimens were systematically observed. The hosts which were used were solely the commonest intermediate hosts of this tapeworm (Group V) such as *Cyclops strenuus* F i s c h e r, *Cyclops vicinus* Ulj. in the body cavities of which a normal larval development is undergone.

To elucidate the relations controlling the size of the populations, smoothness and the rate of development and growth of the specimens, individual cultures of the infested *Copepoda* and repeated observations of the same specimens were carried out.

The size of the procercoid populations resulting from the primary invasion and the re-invasion, was controlled by means of shorter or longer contact of a smaller or greater number of ciliated larvae (coracidium). Both the adult and the juvenile forms of Cyclops (copepodit IV, V) had been infested.

The results of the forementioned experiments enabled the author to draw the following conclusions:

1. The size of the procercoid populations of *Tr. lucii* is controlled by the number of ciliated larvae ingested by the host, the amount of food in the intestine, and other factors of mechanical nature. This size in the experimental conditions and especially in the natural ones, is not so high that it could completely stop the growth and development of the specimens of the population.

2. The interspecific relationship between the host and the parasites does not lead as a rule to a quick destruction of the host even in case of very numerous populations. The Cyclops which are strongly infested live only for slightly shorter time than the non infested ones, though for a period quite sufficient for the procercoids to develop. Occasionally it has even been observed that the Cyclops with body cavity containing many parasites live longer than the controls.

3. The size of population (the largest one observed was 61 specimens) has no effect whatever on the survival rate of individual specimens, which in the longest observation periods (up to 49 days) all remained alive, despite the fact that limited amount of food in a limited living space decreases as the population increases. Thus, the struggle for existence, concurention or competition causing death is not to be observed in this case. This conclusion is applicable both to the simple populations, formed by a single infestation, and to the compound ones brought by means of infestation and re-infestation, and consisting of stadially older and younger specimens brought into contact in various developmental periods.

4. In the populations of considerable size there could be observed some disturbances both in the smoothness and rate of development of individual specimens. Greater population size causes in majority of cases discontinuities in the development of separate individuals and hindering of the rate of development of the whole population. No complete stoppage in the development of indiwidual specimens was observed, and many of them later reached the procercoid form.

The exceptions to this were those specimens which got into „narrow corners" of the body cavity (furca), where the normal in-flow of the food is impossible, but even these cases do survive.

Hence, also in this sense there is no intra-specific rivalization impeding the weaker specimens from carrying on their development.

5. In the populations of considerable size serious disturbances in the smootheness and rate of development of individual specimens were observed. Greater size of the populations causes some unevennes in their growth, especially in later stages of development together with the slow-down in the growth rate of the whole population.

6. The variations of the smoothness and the rate of growth are much greater than those of development, which clearly point to the different nature of these two processes. This is also emphasized by the fact of formation in the populations of great size of normally shaped procercoids but which are much smaller than normal.

7. In the juvenile forms of hosts (copepodit IV, V) the disturbances in the smoothness and the growth and development rate with the increase of population size are greater than in the adult forms which enables us to assume that besides slightly smaller space in which the population develops some other factors

play a part in this case e. g. quality of liquids in the body cavity of juvenile forms, forming the food for the parasites.

8. The alimental factor is the main one in controlling the population phenomena. Limited amount of food delivered by the host reflects on the life of the whole population and the individual specimens composing it.

9. Probably a decrease in the relative amount of food, taking place in case of an increase of the population within the host, leads neither to a destruction of the population nor to a complete halt in the development of some of the specimens, but only to diminishing in size of the formed procercoids, probably capable of further development. In such conditions the size of normally developed procercoids may be half of that existing in the small populations.

This phenomenon may be regarded as a form of adaptation of the population, in the interest of the species, enabling it to survive and ensure the completion of the developmental cycle in adverse conditions of the struggle for existence.

10. Additional infestations, either single or repeated, are always possible, no matter what is the size and developmental stage of the primary population.

11. A population resulting from infestation and additional infestation, behaves generally as a unit and the phenomena taking place there as a result of its size, take a similar course to that in the population composed of a similar total mass of equally developed specimens. No specific effect of one portion of the population on another one, resulting the co-existence of stadially heterogenous specimens, could be observed.

12. The above cited conclusions clearly point to the specifity of intraspecies conditions in the procercoid populations of *Tr. lucii*, excluding thus the so called „intraspecific struggle for existence" between individual specimens.

Papier druk. sat. III kl. 80 g. Format 70x100 Ark. druku 1 3/4
Acta Parasit. Polon. I,1, 1953 Lub. Druk. Pras. Lublin, ul. M. Buczka 12. Zam. Nr 978 15.IV.53
800 egz. A-4-13108 Data otrzymania manuskryptu 15.IV.53. Data ukończenia druku 10.VI.53